Unser gegenwärtiges Wissen von der Abstammung der Vögel von Gerhard Heilmann.

Bericht von **O. Haase.**

In der „Dansk Ornithologisk Forenings Tidsskrift“ veröffentlicht G. Heilmann eine Abhandlung über unser gegenwärtiges Wissen von der Abstammung der Vögel. Da neue Gesichtspunkte darin enthalten sind, wird ein ausführlicher Bericht den deutschen Lesern willkommen sein. Dem vorliegenden ersten Teil der Abhandlung sollen andere folgen.

Die Untersuchungen des Verf. werden auf besondere Abschnitte verteilt und zwar: zwei paläozoologische, behandelnd die Erdfunde von Vögeln und ausgestorbenen Kriechtieren, welche Vogelähnlichkeiten aufweisen; einen embryologischen und einen anatomisch-biologischen. In dem Schlufskapitel werden die gewonnenen Resultate durchgegangen und ein Versuch gemacht, uns die mögliche Entstehung und Entwickelung des Vogelcharakters vorzustellen. Zur Erläuterung sind zahlreiche Illustrationen dem Werke beigegeben, darunter viele nach eigenen Zeichnungen des Verfassers.

1. Abschnitt: Die Erdfunde von Vögeln.

Behandelt die Funde von *Archaeopteryx macrura* in Solnhofen und hebt die Vogelähnlichkeiten desselben am Knochenbau hervor. Wir entnehmen seinen Darstellungen dort das folgende:

Der Schädel ähnelt dem eines Vogels in der Form, in der Gröfse der Hirnschale und in den zum Teil zusammengewachsenen Nähten; in der Beschaffenheit der Präorbital- und Augenhöhlen, dem spaltförmigen, weit vorn liegenden Nasenlöcher-Charakter und durch den Mangel der Schläfenhöhlen der Kriechtiere. Die sehr grofse Präorbitalöffnung ist sehr auffällig. Nach der Lage der Halswirbelsäule sieht es aus, als ob die Stellung der Nackenhöhle bei *Archaeopteryx* sich mehr dem Verhältnis bei Kriechtieren genähert hätte, indem sie höher an der Hinterseite des Schädels gelegen ist, als es bei den meisten der jetzigen Vögel der Fall ist. In der Orbita findet sich ein aus ca. 12 Knochenplatten bestehender Sclerotica-Ring, eine bei Vögeln recht gemeine Bildung, welche sich bei Säugetieraugen nie findet, dagegen ist er bei einem grofsen Teil jetzt lebender und ausgestorbener Kriechtiere vorhanden. Endlich sind die Kieferränder mit echten, kegelförmigen, glatten Zähnen versehen, welche in Zahngruben oder Alveolen sitzen. Keiner der jetzt lebenden Vögel hat Zähne, aber bei einigen Vogelembryonen glaubt man, Andeutungen davon gefunden zu haben, so beim Straufs, Papagei, Pinguin und möglicherweise einigen Entenvögeln.

Ganz fremdartig sind die amfikölen Wirbel, welche eine Form haben, die stark an niedere Wirbeltiere erinnert. Quer- und Dornzapfen sind nur schwach entwickelt; die Wirbelsäule besteht aus nur ca. 50 Wirbeln, davon 10—11 Hals-, 11—12 Rücken-, 2 Lenden-, 5—6 Becken- und 20—21 Schwanzwirbeln. Die Halswirbel tragen kurze, freie Rippen und die langen, dünnen Rippen des Brustkastens ohne Spur von processus uncinatus und mit nur einem Gelenkkopf sind recht kriechtierartig; ebenso die 12—13 Paar feiner Bauchrippen, die aber nicht von einem Abdominalbrustbein gestützt werden. Wenn man den langen Schwanz isoliert und ohne Federn gefunden hätte, wäre sicher niemand darauf gekommen, dafs er einem Vogel angehörte. Die meisten seiner Wirbel waren unter sich mit verknöcherten Bändern verbunden, so dafs der Schwanz unzweifelhaft ganz steif gewesen ist.

Das Becken erstreckt sich über 5—6 Wirbel. Die Kriechtiere haben gewöhnlich nur 2, und dasselbe findet man beim Vogelembryo wieder, aber der erwachsene Vogel zeigt 11—23 zusammengewachsener Beckenwirbel. Bei *Archaeopteryx* ist dieser Zusammenhang somit noch in seinem Anfange, denn z. B. bei *Dinosauria* können wir alle Übergangsformen von 3—9 zusammen befestigter Beckenwirbel treffen und die am meisten ausgeprägte Flugechse *Pteranodon* hat sogar 10 Beckenwirbel in einem Stück vereinigt. In Fig. 4 ist ein Skelett von *Archaeopteryx* und zum Vergleich ein solches einer Taube aufgestellt, welche dieselbe Gröfse hatte wie *A. simensii.* Betrachtet man das Becken bei diesen beiden Vögeln, so fällt es stark in die Augen, wie schwach und klein es bei *Archaeopteryx* ist. Ilium kurz, ischium ebenfalls, nur pubis hat denselben langgestreckten Bau wie bei den Vögeln, ist aber nicht so stark nach unten gerichtet; die einzelnen Knochen sind nicht zusammen befestigt, weder unter sich noch mit den Beckenwirbeln und das Becken war noch nicht der feste Stützpunkt für die hinteren Gliedmafsen geworden, wie bei den jetzigen Vögeln.

Die Hinterglieder sind das am meisten vogelartige am ganzen Skelett von *Archaeopteryx*, aber die fibula, welche bei Vögeln selten weiter reicht, als bis zur Mitte des Schienbeines (Tibiotarsus) geht hier gerade herunter bis zur Ferse und trägt Gelenkflächen dort. Das findet man bei Kriechtieren und Vogelembryonen wieder. Die Zwischenfufsknochen scheinen auch nicht so stark zusammengewachsen bei *Archaeopteryx*, aber die Zehen sind ganz wie bei einem jetzt lebenden Vogel.

Der Schultergürtel bestand aus denselben Knochen wie bei den Vögeln, aber das Brustbein (sternum), welches nicht gefunden ist, kann nur klein gewesen sein, indem die vielen Bauchrippen, welche sich nicht an das Brustbein heften, den Platz einnehmen. Dem Oberarmknochen fehlt aufserdem der Kamm (crista), der bei den jetzigen Vögeln zum Anheften für den grofsen Brust-

muskel (pectoralis major) dient. Dies pafst gut mit den Verhältnissen des Brustbeins und deutet auf wenig entwickeltes Flugvermögen. Die beiden Unterarmknochen (ulna und radius) scheinen auch schwach zu sein; bei der Taube ist durch den gröfseren Zwischenraum in der Mitte und die feste Verbindung zwischen den Enden dieser beiden Knochen eine feste und zuverlässige Stütze für die Schwungfedern erreicht, welche *Archaeopteryx* offenbar gefehlt hat.

Der Bau der Hand ist so abweichend von allen jetzigen Vögeln, dafs wir, um das Gepräge der Ursprünglichkeit der *Archaeopteryx* recht zu verstehen, dieselbe etwas näher untersuchen müssen. Von der Handwurzel ist nur ein einzelner kleiner Knochen sichtbar. Die 3 Zwischenhandknochen, welche bei der Taube z. B. mit ihren Enden fest zusammengefügt sind, waren bei *Archaeopteryx* nicht zusammen verbunden und ihre 3 Finger waren gleichfalls ganz frei. Die Anzahl der Fingerglieder war wie bei den Kriechtieren, indem der 1. Finger 2 Glieder hat, der zweite 3 und der dritte 4 und die Finger sind lang und schlank. Die Finger der *Archaeopteryx* eigneten sich durchaus nicht als Stütze für die Federn. Sie waren offenbar auch zu etwas ganz anderem bestimmt, was daraus hervorgeht, dafs das äufserste Glied aller 3 Finger mit einer grofsen Kralle bedeckt ist, die viel stärker sind als die der Zehen. Es ist zweifellos, dafs *Archaeopteryx* die Finger zum Klettern gebrauchte und das steht sicher im Zusammenhange mit dem etwas schwachen Becken, so dafs sie, wahrscheinlich wenigstens, auf 2 Beinen hüpfend gesehen worden ist, aber häufiger hat sie alle 4 Gliedmafsen bei ihrer Bewegung in den Bäumen benutzt.

Etwas auffallend ist es, dafs die Höhlung der Fingerkrallen nach vorn gewendet ist, so wie der Vogel auf der Schieferplatte liegt, aber ganz dasselbe kann man an Skeletten von Flugechsen sehen (Fig. 5). Diese Echsen hielten sich mit den Fingerkrallen fest; so mufs die Stellung mehr als ein Zufall sein. Wenn wir unseren Handrücken gegen den Unterarm biegen, erhalten unsere Nägel dieselbe Richtung, aber die Spitzen der Fingerkrallen der *Archaeopteryx* waren sicher auch nach unten gebeugt und der Druck der darüber liegenden Kalkschicht hat sie stärker nach vorn gedrückt. Denken wir uns die Hand der *Archaeopteryx* herumgedreht in Verlängerung des Unterarms, so bleibt die Stellung der Krallen auch besonders zweckdienlich zum klettern.

Soweit man von den Federabdrücken im Steine erkennen kann, hatte *Archaeopteryx* nicht mehr als 6 Handschwingen, welche zweifellos an den Zwischenhandsknochen befestigt waren, und 10—11 Armschwingen. Zeichnen wir hiernach den Flügel auf in dem richtigen Gröfsenverhältnis, so bekommen wir ein Bild, wie es Fig. 6 zeigt. Zum Vergleich wird ein Flügel des Fasan gezeigt, welcher 12 Handschwingen und 16 Armschwingen hat. Daraus geht hervor, dafs dieselbe schwache Knochen-

verbindung, welche schon bei Besprechung des Unterarmes hervorgehoben worden ist, sich bei den Mittelhandsknochen wiederholt. Wie klein der Flügel der *Archaeopteryx* war, sieht man am besten beim Vergleich mit einem Taubenflügel, dessen Flächeninhalt 304 cm ist. Die Flügelfläche der *Archaeopteryx* ist ca. 163 cm. Zweifellos ist sie ein schlechter Flieger gewesen.

Die Besetzung des Schwanzes mit Federn ist ganz allein dastehend in der Vogelwelt, und selbst wenn seine Wirbelverbindungen es nicht deutlich gemacht hätten, dafs er ganz steif war, hätte man sich doch gezwungen gesehen es anzunehmen, denn im entgegengesetzten Falle wäre er als Steuergerät unmöglich gewesen. Wenn wir einen gewöhnlichen Vogelschwanz mit einem Fächer vergleichen, so mufs der Schwanz des *Archaeopteryx* einem grofsen gefiederten Blatte ähnlich gewesen sein und im ausgebreiteten Zustande ist die Federstellung sehr verschieden gewesen von der eines Fächerschwanzes. Den Flug des *Archaeopteryx* müssen wir uns als lange Sprünge von Baum zu Baum vorstellen, emporgetragen durch einen Fallschirm von Federn, unterstützt von einem kindlichen Flügelschlagen, wenn er sich etwas höher erheben wollte und dann gesteuert und getragen von dem langen breiten Schwanze. Also wahrscheinlich der Übergang vom Fallschirmschweben (wie wir z. B. bei dem Flugeichhörnchen treffen) und unbehilflichem Flatterflug.

Wir folgen dem Verf. dann aus der Jurazeit in die Kreidezeit und kommen zu den beiden Typen *Ichthyornis* und *Hesperornis*. An amerikanischen „Zahnvögeln", welche Marsh unter dem Namen „*Odonthornithes*" zusammenfafst, sind 9 Gattungen mit 20 Arten bekannt. Alle diese hatten echte Zähne wie *Archaeopteryx*.

Ichthyornis (wie auch *Apatornis*) waren seeschwalbenähnliche Schwimmvögel. Ersterer hat seinen Namen erhalten, weil die Seitenflächen seiner Wirbel vorn und hinten hohl sind, eine Eigentümlichkeit, welche sonst nur bei den niederen Wirbeltieren angetroffen wird (in der Jetztzeit bei einzelnen Kriechtieren und bei allen Fischen). *Ichthyornis* besafs schon die typischen, kurzen und zusammengedrängten Schwanzwirbel, wie sie die Vögel der Jetztzeit haben. Der einzige Wirbel, welcher die Ausbildung einer sattelförmigen Seitenfläche angefangen hatte, war der 3. Halswirbel. Noch andere anatomische Eigentümlichkeiten werden hervorgehoben u. a. hatte der Vogel im Unterkiefer 42 Zähne in Zahngruben. Sie wurden auf ähnliche Art wie bei Krokodilen gewechselt. Auch der Oberkiefer war mit Zähnen versehen; ob aber der Zwischenkiefer bezahnt war, ist unsicher. Das Gehirn war klein. Das Flugorgan war ganz wie bei den jetzigen Vögeln. In Fig. 18 wird gezeigt, wie das Becken von *Apatornis* gleichsam ein Übergangsstadium zwischen *Archaeopteryx* und den jetzigen Vögeln bildet, indem das Hüftbein und Sitzbein nach und nach verlängert werden, bis sie fast die Länge von

pubis erreichte und dieser letztere wird immer mehr nach hinten gerichtet.

Der andere ausgeprägte Vogeltyp aus der Kreidezeit ist *Hesperornis regalis*, welcher einem *Colymbus septentrionalis* am nächsten steht. Der Vogel besafs 94 Zähne, welche in einer gemeinsamen Furche safsen. Das Gehirn war sehr klein. Die Wirbel ähneln sehr den entsprechenden von *Colymbus glacialis* und sie haben sattelförmige Seitenflächen wie die Jetztvögel. Der Schultergürtel ist so merkwürdig, dafs er, namentlich im Vergleich zur Ausformung der hinteren Gliedmafsen, eine Sonderstellung in der ganzen Vogelwelt einnimmt. Er stützt nämlich ein in hohem Grade ausgeartetes Glied, die Ruine eines Flügels und er hat wohl dadurch einige Ähnlichkeit mit den *Ratitae* erhalten, indem das Brustbein dünn und ohne Kiel ist u. s. w. Der schwächste Knochen im ganzen Schultergürtel ist doch der Oberarmknochen (*humerus*). Er ist alles, was vom Flügel zurückgeblieben ist. Der Rest der Vordergliedmafsen ist dem Vogel wegen Mangel an Gebrauch verloren gegangen. Das Becken trägt das Gepräge einseitiger Entwickelung der hinteren Gliedmafsen zum Schwimmen und hat eine bedeutende Ähnlichkeit mit dem Becken der guten Taucher, nur sind Sitz- und Hüftbein hinten noch nicht verbunden (Fig. 28). Der Verf. verneint eine Verwandtschaft mit den Straufsen, wie sie Marsh annimmt und widerspricht der Ansicht, dafs die Straufsevögel nie die Flugfähigkeit besessen hätten. Nach seiner Ansicht hat gerade das Fliegen den Vogel zum Vogel geprägt. Als Beweis dafür, dafs Straufse von fliegenden Vögeln abstammen, verweist er auf das Vorderglied des Kiwi (*Apteryx*). Dies ist, ungeachtet seiner sehr geringen Gröfse, ein so typischer Vogelflügel, wie man ihn sich nur wünschen kann. Die Flügellosigkeit von *Hesperornis* scheint eher ein Beweis dafür, dafs diese Aufgabe des Flugvermögens bei allen Ordnungen stattfinden kann, wenn die Naturverhältnisse dazu einladen. z. B. leichte Erlangung reichlicher Nahrung und Mangel an Feinden hat den Gebrauch der Flügel überflüssig gemacht (*Didus*, *Pezophaps*, *Alca impennis*). Diese nicht fliegenden Vögel hätten sicher im Laufe der Zeit den Kiel des Brustbeins verloren und einen Teil der Flügelknochen, wenn der Mensch sie nicht vorher ausgerottet hätte. Auch mit der Auffassung, dafs der *Hesperornis* ein Strandläufer war, ist Verf. nicht einverstanden. Schädel, Wirbel, Becken und hintere Gliedmafsen haben grofse Ähnlichkeit mit den entsprechenden Knochen bei *Colymbus* und *Podicipes*.

Es werden dann die kriechtierartigen Züge der 3 Vogeltypen: *Archaeopteryx*, *Ichthyornis* und *Hesperornis* berührt. Einige gemeinsame Züge sind bei allen sonstigen Verschiedenheiten vorhanden. Die vorderen Gliedmafsen von *A.* haben noch nicht das Gepräge eines Vogelflügels erhalten, der Vogel hat Bauchrippen, das Becken ist sehr ursprünglich, er hat Zähne, auch im Zwischen-

kiefer und der Schwanz ist länger als der Körper. Und selbst wenn seine Hinterglieder vogelartig sind, so deutet die Länge des Wadenbeins stark auf niedere Formen. Gemeinsam mit *Ichthyornis* hat er die Zähne in Gruben und die doppelt hohlen Wirbel, zwei sehr bedeutungsvolle Züge. Weder bei *I.* noch bei *H.* sind die beiden Zweige des Unterkiefers zusammen befestigt, und man mufs zu dem Schlufs kommen, dafs es auch bei *A.* nicht der Fall gewesen ist, obgleich dies nicht festgestellt werden kann bei der Lage des Schädels in dem Steine. Ein ähnlicher Schlufs kann gezogen werden in Bezug auf die Gröfse oder richtiger Kleinheit des Gehirns. An zusammen befestigten Beckenwirbeln hatte *A.* 5—6, *I.* 10 und *H.* 14; die 3 Beckenknochen sind hinten bei keinem zusammengewachsen. Bei *H.* haben die Seitenflächen der Wirbel die Sattelform der jetzigen Vögel erhalten und die Zähne befinden sich in einer gemeinsamen Furche.

Die Ausformung der Seitenflächen an den Wirbeln der Vögel gibt ein gutes Beispiel für Weg und Ziel der Entwickelung. Diese sattelförmigen Seitenflächen wurden früher für eine der ausgeprägtesten Eigentümlichkeiten bei den Vögeln angesehen. In keiner anderen Wirbeltierklasse findet sich etwas ähnliches. Sie geben der Wirbelsäule eine Festigkeit und Leichtbeweglichkeit, welche unter den gegebenen Voraussetzungen kaum gröfser gedacht werden können. Es ist auch unmittelbar einleuchtend, dafs die doppelt hohlen Wirbel nicht eine so grofse Beweglichkeit gestatten. Das Beugen ist hier abhängig von der Spannung in dem faserigen Gewebe, welches die Wirbel zusammenhält; denn die Ränder der schalförmigen Endflächen können nicht über einander gleiten. Es wäre nicht leicht zu verstehen, wie die Wirbel der jetzigen Vögel sich aus den fischartigen, doppelthohlen, haben entwickeln können, wenn uns nicht der 3. Halswirbel bei *Ichthyornis* den Anfang dieser Umformung gezeigt hätte. Die vorderste Seitenfläche dieses Wirbels ist nämlich ausgebuchtet im lotrechten Schnitt, während sie von Seite zu Seite deutlich eingebuchtet ist und bietet also eine Andeutung der Sattelform (Fig. 40), was keiner der anderen Wirbel tut. Die beiden ersten Halswirbel sind ja eingerichtet, starke Drehungen des Kopfes zu ermöglichen, — Seitenbewegungen also. Es ist da natürlich, dafs der 3. sich nach den Bewegungen auf und ab zu formen beginnt. Und dafs diese, durch den Druck des Fadengewebes eine Abschleifung der obersten und untersten Kante hervorbringen, während die Seitenkanten mehr hervorspringen, kann man sich unschwer vorstellen. Dadurch ist aber gerade die sattelförmige Seitenfläche hervorgebracht. Diese Umformung pflanzt sich nach und nach auf die übrigen beweglichen Wirbel fort.

Ein anderer sehr wichtiger Punkt zum Verständnis der Entwickelung der Vögel sind die Zähne. Sie sind merkwürdig gleichgeartet bei den 3 so gut unterschiedenen Vogeltypen,

kegelförmig, spitz, glatt, leicht zusammengedrückt, mit einer scharfen Kante vorn und hinten und mit zurückgebogenen Spitzen. Sie sind ganz gleich gebildet durch die ganze Länge des Kiefers, sie werden unregelmäfsig das ganze Leben hindurch gewechselt wie bei den Kriechtieren. Es sind echte Kriechtierzähne.

Sie sind im Kiefer in Zahngruben angebracht (*Archaeopteryx* und *Ichthyornis*) oder in einer gemeinsamen Furche (*Hesperornis*). Die Reihenfolge bei den Vögeln ist demnach: *Archaeopteryx* thekodont, *Hesperornis* holkodont, jetzige Vögel zahnlos.

Wenn wir nun fragen wollen: „Stammen Vögel der Jetztzeit von *Ichthyornis* oder *Hesperornis* ab“ so kann man mit Bezug auf ersteren antworten: „Wahrscheinlich!“ — Es steht dem nämlich nichts im Wege, dafs ein fortwährendes Schwinden der Zähne, eine Umformung der Wirbel und eine Vergröfserung des Gehirns vererbt werden können von Individ auf Individ durch Millionen von Jahren. *Hesperornis* gegenüber müfste die Antwort aber ein absolutes: „Nein“ werden. — Ein Unterarm, eine Hand, welche wegen Mangel an Gebrauch im Laufe der Zeit verloren gegangen ist, kann nicht wieder auswachsen: eine Rückkehr zu früheren Formen findet nicht statt (wohl aber kann ein Ersatz hervorgebracht werden durch Umbildung eines anderen Organes. Vergl. die Zahn ähnelnden Spitzen bei *Mergus* als Ersatz für die Zähne der Urvögel, die langen Schwänze der Elster, des Turmfalken, des Milans als Ersatz für den Wirbelschwanz der *Archaeopteryx*, Sporen der Hähne, Sporen an Flügeln bei *Plectropterus gambensis*, *Hoplopterus*, *Belonopterus* etc. als Ersatz für die Krallen des Urvogels an seinen 3 Fingern).

Es werden noch die Vögel aus der Tertiärzeit behandelt. Die *Stereornithes* waren gute Läufer ohne Flugvermögen, aber mit einem mächtigen, gebogenen Adlerschnabel. Von den *Dinornidae* wird über *Pachyornis elephantopus* ausführlich berichtet.

Deutsche Ornithologische Gesellschaft.

Bericht über die Dezembersitzung 1913.

Verhandelt Berlin, Montag, den 8. Dezember, abends 8 Uhr, im Architekten-Vereinshause, Wilhelmstrafse 92.

Anwesend die Herren: Tischler, v. Versen, Baerwald, Neunzig, Hesse, Steinmetz, Graf Zedlitz, Deditius, Reichenow, Haase, O. Neumann und Heinroth.

Als Gäste die Herren: C. Wache, Fehringer und Frau Heinroth.

Vorsitzender: Herr Reichenow.

Schriftführer: Herr Heinroth.

Der Vorsitzende begrüfst Herrn Amtsrichter Tischler, der für einige Tage in Berlin zu Gaste weilt und bespricht die